昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*，August 2008，51(8)：876 – 882 ISSN 0454-6296

# 非社会性植食昆虫的同种相残行为及其机理

薛怀君，李文柱，杨星科*
（中国科学院动物研究所，北京 100101）

**摘要**：同种相残是指动物杀死并取食同种其他个体的行为，一般被认为是种群密度自我调节的一种方式，常常是影响种群动态和群落结构的重要因素，具有重要的生态学和进化生物学意义。本文从以下几个方面综述了非社会性植食昆虫的同种相残行为及其机理的研究进展：影响同种相残行为发生的因素，同种相残的获利与代价，同种相残与亲子识别及护幼行为的关系，同种相残的进化驱动力等。对植食性昆虫同种相残行为的研究不但具有重要的理论意义，同时，如果我们对同种相残行为发生的生态学、生理学和遗传学机理进行深入研究，或许有助于我们利用相关机理实现植食性昆虫田间种群数量的自我调控，这将对害虫的综合治理产生重要的影响。

**关键词**：非社会性植食昆虫；同种相残；取食行为；亲缘识别；进化驱动力

**中图分类号**：Q968 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2008)08-0876-07

# Cannibalistic behavior in unsocial herbivorous insects and its mechanism

XUE Huai-Jun，LI Wen-Zhu，YANG Xing-Ke*（Institute of Zoology，Chinese Academy of Sciences，Beijing 100101，China）

**Abstract**: Cannibalism is defined as the fact of killing，followed by consumption of either all or part of conspecifics. Cannibalism has many important evolutionary and ecological implications. Several aspects were reviewed in this paper: factors of cannibalism，benefits and costs from cannibalism，the relationship among cannibalism，kin recognition and maternal care，and evolutionary force of cannibalism. The significance of cannibalism is not only in the theory of ecology and evolutionary biology but also in possible application. Cannibalism may have significant practical importance in pest population suppression if we understand the ecological，physiological and genetic mechanism of cannibalism in depth one day.

**Key words**: Unsocial herbivorous insects; cannibalism; foraging behaviour; kin recognition; evolutionary force

同种相残(cannibalism)是指动物杀死并取食同种其他个体的行为(Mafra-Neto and Jolivet，1996; Schausberger，2003)。一般认为，同种相残是一种特殊的取食行为(Stephens and Krebs，1986)，长期以来，这一现象并未得到太多的关注，并且还曾经被认为是非正常的行为(Mafra-Neto and Jolivet，1996)。但是，事实上这种现象广泛存在，几乎存在于所有的动物类群中(Fox，1975; Polis，1981; Elgar and Crespi，1992; Wissinger *et al*.，2004)。近期越来越多的资料表明，同种相残行为具有重要的生态学和进化生物学意义，值得进行更为深入的研究。

同种相残包括成虫取食成虫、成虫取食幼虫、成虫取食卵、幼虫取食幼虫、幼虫取食卵(Mafra-Neto and Jolivet，1996)和幼虫取食成虫(Polis，1981)6 种方式。昆虫纲中至少有 11 个目中存在同种相残现象，包括蜻蜓目、螳螂目、直翅目、缨翅目、半翅目、脉翅目、鞘翅目、双翅目、毛翅目、鳞翅目和膜翅目等(Elgar and Crespi，1992; Johansson，1992; Mafra-Neto and Jolivet，1996)。同种相残现象存在于肉食性昆虫中是人们易于接受的，但奇怪的是，这种现象在植食性类群中也广泛存在(Fox，1975; Whitman *et al*.，1994)。具有这种特殊取食行为的非社会性植食昆虫主要为鞘翅目和鳞翅目昆虫，亦包含少量半翅目种类。本文根据最新的研究报道对非社会性植食昆虫的同种相残行为进行综述。

基金项目：国家自然科学基金项目(30600061，30470202)
作者简介：薛怀君，男，1975 年 7 月生，山东济宁人，博士，研究方向为昆虫与植物关系和动物系统学，E-mail：xue@ioz.ac.cn
* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：yangxk@ioz.ac.cn
收稿日期 Received：2008-02-25；接受日期 Accepted：2008-05-04

# 1　影响同种相残发生的因素

统计表明，大约一半的陆生植食性动物的同种相残现象和种群密度较大或者取食的寄主植物营养较低相关（Fox，1975；Mafra-Neto and Jolivet，1996）。Sigsgaard 等（2002）认为，夜蛾科棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 食卵率取决于卵的密度、幼虫的密度、卵的分布情况和寄主植物的种类。这一规律同样也适用于幼虫之间的相互残食。但是，需要指出的是，即使在优质食料充足的情况下，夜蛾科草地粘虫 *Spodoptera frugiperda* 幼虫同种相残现象仍时有发生，只不过在食料不充足和虫口密度大的情况下发生更为频繁（Chapman *et al*.，1999a）。

## 1.1　种群密度

当棉铃虫幼虫的密度增加时，卵被取食的机率相应增加（Sigsgaard *et al*.，2002），这是因为高的种群密度会增加幼虫和卵接触的机会；对粉蝶 *Ascia monuste* 的研究显示，幼虫食卵是机会性的（opportunistic），卵块的密度增大也会增加幼虫和卵接触的机会，从而导致食卵率的增加（Barros-Bellanda and Zucoloto，2005）；卵块的大小也和卵被残食的比率密切相关，凸胸钳叶甲 *Labidomera clivicollis* 和粉蝶 *A*. *monuste* 卵的孵化成功率和卵块的大小呈负相关，实际上，这是因为卵块增大也导致了初孵幼虫和卵接触的机会增加（Dickinson，1992；Barros-Bellanda and Zucoloto，2005）。与卵被残食的情况类似，草地粘虫幼虫之间的同种相残比率随着虫口密度的增加而增加（Chapman *et al*.，1999a）。

## 1.2　食物条件

寄主植物的质量常常会影响到卵的被残食率和幼虫之间的残食率。对于棉铃虫来说，以木豆 *Cajanus cajan* 作为寄主植物要优于以高粱 *Sorghum bicolor* 作为寄主植物，相应的，当以高粱作为寄主植物时，棉铃虫幼虫的食卵率要明显高于以木豆作为寄主（Sigsgaard *et al*.，2002）。李哲等（2006）以棉花、烟草和花生为食物对棉铃虫幼虫的同种相残行为进行了研究，认为食物质量差异会造成同类相残特征的改变，不利的寄主作物环境下，同类相残对棉铃虫种群数量下降的作用尤为突出，亦即寄主质量差的情况下幼虫间同种相残发生更为频繁。与棉铃虫类似，草地粘虫的幼虫在选择条件下强烈嗜食玉米，相应的，取食菜豆时幼虫之间的相互残食率明显高于取食玉米（Raffa，1987）。

## 1.3　发育阶段和性别

幼虫性别对同种相残行为没有影响，但龄期对残食行为影响很大，高龄幼虫残食同类的频率要显著高于低龄幼虫，并且，幼虫喜欢残食低龄的而不是和它同龄的同种幼虫，这对于残食者来说可以降低被残食者伤害的可能，因此，这种“不对称”遭遇的残食率会增加（Chapman *et al*.，1999b；李哲等，2006）。不同性别的成虫却明显具有不同的同种相残行为，凸胸钳叶甲德克萨斯州种群的雌虫在野外表现出取食同种卵的行为，但雄虫却很少食卵（Dickinson，1992）；在饥饿条件下，蓄齿胫叶甲 *Gastrophysa polygoni* 雌成虫的食卵率也显著高于雄成虫（作者未公开报道结果）。这可能和雌虫产卵期间需要消耗大量营养有关（Church and Sherratt，1996；Chapman *et al*.，1999b），也有一种可能是雌成虫为了清除其后代潜在的竞争（捕食）者（Dickinson，1992）。

# 2　同种相残的获益与代价

## 2.1　同种相残对残食者的直接影响

一般观点认为，卵含有很高的营养成分，比其他食物更能满足初孵幼虫的营养需求（Barros-Bellanda and Zucoloto，2005）。Getto 等（2005）认为，残食同类可以获得能量和营养，特别是一些植物组织中稀缺的物质，例如蛋白质。

凸胸钳叶甲的部分种群会把相当大比率的卵产于非寄主植物上，幼虫孵化后会首先取食附近的卵壳和未孵化的卵，然后再去寻找合适的寄主植物（Dickinson，1992），初孵的矛叶甲属昆虫 *Doryphoranr punctatissima*、绿齿胫叶甲 *Gastrophysa viridula* 和粉蝶 *A*. *monuste* 幼虫也先取食卵壳或未孵化的卵，然后才取食植物组织（Eberhard，1981；Kirk，1988；Barros-Bellanda and Zucoloto，2005），因此，同种相残行为对 1 龄幼虫的存活具有至关重要的意义。另有研究表明，有同种相残行为的柳圆叶甲 *Plagiodera versicolora* 初孵幼虫的发育具有明显优势，残食同类者 4 天后身体干重比不残食同类者高 14%（Breden and Wade，1985）。

不同食物条件下同种相残对美洲棉铃虫 *Heliothis zea* 幼虫个体发育的影响是不同的，在食物含水量低的情况下，取食同种幼虫的个体可以缩短发育时间，提高存活率和蛹重；但是在正常食物饲喂情况下，同种相残并未表现出益处（Joyner and

Gould, 1985)。棉铃虫的同种相残现象在营养贫乏和幼虫种群密度高的情况下发生频繁,同种相残对营养丰富和贫乏条件下幼虫发育速率和蛹重的影响有很大差异。在合适的食物条件下,同种相残降低残食者的适合度:化蛹率和蛹重降低,幼虫历期延长;在不适条件下,少量取食同类可以增加蛹重。然而,即使在不适营养条件下,棉铃虫幼虫过度取食同类也将减少食物的摄取总量,从而会导致体重降低,幼虫历期延长(Kakimoto *et al*., 2003)。相对于不残食同类的个体来说,残食同类的草地粘虫幼虫存活率、体重和雌成虫生殖力均降低,发育缓慢,并且残食同类的个体在不同食物质量条件下存活率均显著降低(Chapman *et al*., 1999b)。由此可见,植食性昆虫可能要为同种相残付出很大的代价。

Kirk(1988)认为,食卵导致绿齿胫叶甲发育速率降低是因为油酸(oleic acid)和异噁唑烷酮糖苷(isoxazolinone glucoside)的存在,绿齿胫叶甲初孵幼虫仅取食同种的卵不能进入2龄。另一种解释认为,植食性昆虫的消化系统的形态或生理特征不适合消化动物性组织(Whitman *et al*., 1994; Barros-Bellanda and Zucoloto, 2005)。

### 2.2 同种相残对残食者的间接影响

同种相残行为除了对各项发育指标有直接影响外,可能还会对残食同类者产生间接的影响。同种相残有时可以降低植食性昆虫被捕食或寄生的风险。在离散型栖境斑块中,固定栖息的植食性昆虫生活于单个植株上面,同种相残将导致本地区种群密度的降低,这将从两个方面减小被捕食和(或)被寄生的几率:第一,捕食或寄生者在猎物密度高的斑块内停留的时间较长,这将增加斑块内特定个体被捕食的可能性,因此,降低斑块内猎物的种群密度将会降低其被捕食或寄生的可能性;第二,植食性昆虫密度高的斑块内会释放出更高浓度的挥发性物质,而这些化学物质的释放会吸引捕食者和(或)寄生者。与之相反,如果种群大小和被捕食或寄生的危险性呈负相关,那么由于同种相残造成的种群减小对个体来说是要付出代价的,种群密度的降低会增加被捕食的可能性。McCauley(1994)的研究表明,同种相残导致的瘦跗叶甲 *Leptinotarsa juncta* 种群减小将会增加其被捕食的几率,对柳圆叶甲的研究结果(Breden and Wade, 1987, 1989)也支持这一观点,这可能是和捕食者的饱食度(predator satiation)有关。对于草地粘虫的研究结果表明,被害严重的玉米田内捕食者的数量明显高于被害较轻的地块(Chapman *et al*., 2000),幼虫的同种相残可以减轻捕食者的聚集程度。但他们的研究也显示,幼虫的种群密度对寄生者寻找寄主的行为并无显著影响,因此,由于同种相残造成的种群密度下降并不能降低被寄生的风险。

还有一种观点认为,同种相残行为和化学防御密切相关。一些种类的叶甲可以贮存并富集寄主植物的有毒物质用于化学防御,叶甲卵或幼虫体内可能存在高浓度的这种物质,卵可通过雌成虫获得次生物质(Pasteels *et al*., 1986),而这些化学物质常常被叶甲作为取食刺激素,从而诱导了同种相残行为(Mafra-Neto and Jolivet, 1996)。但是,这一假说在叶甲类群还有待于实验证实。与之类似,许多鳞翅目幼虫也贮存食物内的一些次生物质用于化学防御(Nishida, 2002)。美丽灯蛾 *Utetheisa ornatrix* 一些种群体内缺乏双吡咯烷类生物碱(PA),从而嗜食含PA的卵(Bogner and Eisner, 1991),同种相残可以使残食者获得必要的次生物质用于化学防御或益于其他生理行为。

另外,棉铃虫、印度谷螟 *Plodia interpunctella* 以及草地粘虫等多种鳞翅目幼虫均可能由于同种相残而从被残食者处感染疾病(Dhandapani *et al*., 1993; Boots, 1998; Chapman *et al*., 1999a, 1999b),因此,易于感染病原物和寄生物可能抑制了同种相残行为的进化(Pfennig *et al*., 1998)。

总的来说,从个体角度而言,同种相残可能存在的有利方面包括:减少潜在的种内竞争(食物、分布空间、交配机会);得到高质量的食料,加快个体生长发育;提高成虫或后代的存活率。不利方面包括:增加从被残食者处感染疾病的可能性;减缓个体发育;存在被其他同种个体残食的潜在危险(Elgar and Crespi, 1992; Mafra-Neto and Jolivet, 1996; Joseph *et al*., 1999)。从种群水平来说,有利方面包括:可以实现种群数量平衡的自我调控(Polis, 1981);不利方面主要为降低广义适合度。

## 3 同种相残与亲缘识别及护幼行为的关系

最为常见的同种相残行为是成虫取食卵和幼虫以及幼虫取食卵,也就是我们所说的杀幼行为(infanticide)。具有同种相残行为的种类常常可以识别并避免取食亲缘关系密切的个体,具有亲缘识别能力的残食同类者应该较缺乏这种能力者更为有

利，因为这可以增大其广义适合度（Pfennig，1997）。研究表明，这种亲缘识别能力在种内和种间，以及同一物种的不同性别和发育阶段均有不同（Pfennig，1997；Joseph *et al*.，1999）。

避免非亲缘（non-kin）个体之间的同种相残是育幼行为进化的驱动力（Dickinson，1992；Elgar and Crespi，1992），同种相残时的亲缘识别行为和社会性行为的演化密切相关（Breden，1990；Pfennig，1997；Bilde and Lubin，2001）。

凸胸钳叶甲德克萨斯种群的雌成虫在野外表现出食卵行为，但纽约种群雌成虫在野外未发现有食卵现象，前者将绝大多数卵产在寄主植物上，而后者卵多产在非寄主植物上，对于后者，成虫遇到卵的机会就会大大减少，这可能是凸胸钳叶甲应对同种相残特性的一种遗传变异（Dickinson，1992）。

凸胸钳叶甲的雌虫倾向于取食其他个体所产的卵，对于该种来说，食卵可能并不是雌虫获得营养和化学防御物质的重要途径，如果我们将这一行为和亲缘识别能力联系起来，可以做如下推定：雌虫可以在产卵之前将同种其他个体的卵吃掉，以此来避免自己所产的卵不被其他雌虫的后代取食，如果雌成虫的食卵行为确实有这种保护功能，那么这可以被看作是一种另类的护幼行为（Dickinson，1992）。但是，并不是所有的类群在残食同类时都表现出亲缘识别能力，例如前面提到的绿齿胫叶甲（Kirk，1988），甚至一些种类更为嗜食自己的子代（Pfennig，1997）。强烈的同种相残导致了昆虫亚社会行为（护卵行为）的产生（Eberhard，1981；Ashe，1987；Crespi，1990）。凸胸钳叶甲具有取食同种卵的行为，与之同属的 *Labidomera suterella* 具有亚社会性并表现出护幼行为，近缘的矛叶甲属 *Dorhyphora* 种类也具有食卵行为但无护幼行为，对这些种类的行为学和系统发育等方面进行综合分析将有助于深入理解同种相残和护幼行为的进化（Dickinson，1992）。

## 4　同种相残的进化驱动力

一些种类的幼虫在有充足的食物条件下也优先选择食卵（Joyner and Gould，1985；Sigsgaard *et al*.，2002；Barros-Bellanda and Zucoloto，2005），那么，是什么因素导致了这一行为的产生？

一些研究认为，营养方面的获益并不足以导致同种相残行为的进化（Eickwort，1973；Via，1999）。例如，残食同种的草地粘虫个体在不同食物质量条件下存活率均显著降低（Chapman *et al*.，1999b），并且，在高质量的食物条件下，残食同种的草地粘虫个体蛹重降低，而在劣质食物条件下，残食同种者发育速率降低（Chapman *et al*.，2000），可见，对于该种而言同种相残并未使其直接获益。因此，同种相残行为进化可能是由于间接获益而导致的，即减少潜在的种内竞争和应对不适的环境（Kakimoto *et al*.，2003）。

对于美丽灯蛾来说，其同种相残进化的驱动力可能存在特异性。该种幼虫取食豆科猪屎豆属 *Crotalaria* 植物（该属植物含有对多数生物有毒的生物碱 PA），幼虫优先选择生物碱含量高的种子（Eisner and Meinwald，1987）。该属的灯蛾不但对这些生物碱有耐受力，而且，它们把这些化学物质贮存在身体组织内，并且一直保存到成虫期。身体组织内化学物质的含量对化学保护是非常重要的，而且，这种生物碱是雄性激素形成的必要前体，对于成功的交配非常重要（Eisner and Meinwald，1987）。幼虫取食同类的蛹或卵可以弥补其体内生物碱的不足（Bogner and Eisner，1991，1992），所以，生物碱可能是同种相残行为进化的主要驱动力。种内死亡率主要是由于生物碱的缺乏及可获得性，而不是种群密度和饥饿等其他因素（Bogner，1996）。化学分析表明，一次同种相残行为就可以提供给幼虫足够量的生物碱（Bogner and Eisner，1991，1992）。

叶甲一些种类的幼虫有环形防御的习性，多头幼虫头部冲外，组成紧密的环形防御圈防御天敌的侵袭。一般来说，这类昆虫没有同种相残的习性，但柳圆叶甲是个例外。柳圆叶甲孵化后 24 h 左右表现出强烈的同种相残行为（Breden and Wade，1985，1987，1989；Wade and Breden，1986；Stevens and McCauley，1989），卵块中一半的卵会被刚孵化的幼虫取食（Wade，1994），幼虫孵化 24 h 后会停止同种相残的行为并开始聚集，此时的幼虫开始取食植物，群集的幼虫首先要咬破植物表皮建立最初的公共取食位置，这对于种群的存活是至关重要的一步，1 或 2 头幼虫通常不能成功的建立取食部位而饥饿致死，1 龄幼虫种群大的情况下存活率较高（Mafra-Neto and Jolivet，1996）。柳圆叶甲同种相残行为的产生至少有两种相反的进化选择压力：在种群内，相对于不残食同类者，残食同类者表现出发育和存活上的优势；而在种群间，大的种群或者不表现出同种相残行为的种群存活率更高。

同种相残在营养贫乏和幼虫种群密度大的情况

下发生频繁，似乎表明增加适合度不是主动的而是被动的，主要是为了应对不适的环境状况（Kakimoto *et al*.，2003）。近年来，“救生船”机制（life boat mechanism）得到了较多的关注，该理论认为，同种相残是个体间的交互作用，在种群水平上可导致违反直觉的（counterintuitive）结果，其显著的作用是在不残食同类的种群灭绝的情况下，残食同类的种群得以延续，从而使这种机制获得进化上的优势。“救生船”机制的首要条件是同种相残的突变体是成功的侵略者（invaders）。因此，在食物缺乏的条件下，同种相残行为可以既为个体又为种群带来优势（Getto *et al*.，2005）。

## 5 结语与展望

从理论角度来说，对同种相残行为及其机理进行研究具有重要的意义。首先，同种相残要付出代价，这也意味着存在某些优势，否则这种行为就不会在种群内保存；深入研究代价与获益可以解释同种相残行为在不同分类单元中的分布格局。第二，同种相残行为具有重要的生态学和进化生物学意义（Elgar and Crespi，1992；Giray *et al*.，2001），例如，同种相残对于某些种来说是造成死亡率的重要因素，对种群动态具有很强的密度制约影响（Johansson，1992；Dong and Polis，1992；Stevens，1992），常常是影响种群动态和群落结构的重要因素（Fox，1975；Polis，1981；Via，1999；Chapman *et al*.，2000；Wissinger *et al*.，2004）；同种相残还会影响到个体的取食行为，例如食物选择和斑块选择，特别是对于后者，因为猎物可能也是捕食者。第三，同种相残行为可能对一些社会行为及交配行为产生重要影响。

从应用角度考虑，相当部分的植食性昆虫为重要的农林业害虫，也有一部分专食性植食昆虫已经被用作生物防治（农田杂草防治），因此，深入探究植食性昆虫同种相残的行为机理具有巨大的潜在应用价值。同种相残对种群的控制作用类似于种间的捕食（Hastings and Constantino，1991），例如，对于铃夜蛾属 *Helicoverpa* 一些种来说，同种相残是重要的种群密度制约调节因子（Polish，1981；Sigsgaard *et al*.，2002），在某些情况下，同种相残基因可以极大的降低种群的适合度。Stinner 等（1976）曾报导，由于同种相残，美洲棉铃虫幼虫的死亡率可超过 75%；同种相残甚至导致鞘翅目拟谷盗属 *Tribolium* 某些种类整个地区种群的绝灭（Polis，1981；Stevens，1989）。如果我们对同种相残行为发生的生态学、生理学和遗传学机理进行深入研究，或许有助于我们利用相关机理实现植食性昆虫田间种群数量的自我调控。这将对害虫的综合治理产生重要的影响。

目前，对于同种相残现象的机制我们尚缺乏深入的了解（Chapman *et al*.，1999a）。例如，物种在个体受益和广义适合度之间如何寻求平衡？同种相残的非遗传多型性（polyphenism）是由遗传和环境因素共同决定的，但两种因素在多大程度上起作用？这些问题尚难以回答。

### 参考文献（References）

Ashe JS，1987. Egg chamber production，egg protection and clutch size among fungivorus beetles of the genus *Eumicrota* （Coleoptera：Staphylinidae）and their evolutionary implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*，90：255－273.

Barros-Bellanda HCH，Zucoloto FS，2005. Egg cannibalism in *Ascia monuste* in the field：opportunistic，preferential and very frequent. *Journal of Ethology*，23：133－138.

Bilde T，Lubin Y，2001. Kin recognition and cannibalism in a subsocial spider. *Journal of Evolutionary Biology*，14：959－966.

Bogner F，1996. Interspecific advantage results in intraspecific disadvantage：Chemical protection versus cannibalism in *Utetheisa ornatrix* （Lepidoptera：Arctiidae）. *Journal of Chemical Ecology*，22：1 439－1 451.

Bogner F，Eisner T，1991. Chemical basis of egg cannibalism in a caterpillar （*Utetheisa ornatrix*）. *Journal of Chemical Ecology*，17：2 063－2 075.

Bogner F，Eisner T，1992. Chemical basis of pupal cannibalism in a caterpillar（*Utetheisa ornatrix*）. *Experientia*，48：97－102.

Boots M，1998. Cannibalism and the stage-dependent transmission of a viral pathogen of the Indian meal moth，*Plodia interpunctella*. *Ecological Entomology*，23：118－122.

Breden F，1990. Partitioning of covariance as a method for studying kin selection. *Trends in Ecology and Evolution*，5：224－228.

Breden F，Wade MJ，1985. The effect of group size and cannibalism rate on larval growth and survivorship in *Plagiodera versicolora*. *Entomography*，3：455－463.

Breden F，Wade MJ，1987. An experimental study of the effect of group size on larval growth and survivorship in the imported willow leaf beetle *Plagiodera versicolora* （Coleoptera：Chrysomelidae）. *Enviromental Entomology*，16：1 082－1 086.

Breden F，Wade MJ，1989. Selection within and between kin groups of the imported willow beetle. *American Naturalist*，134：35－50.

Chapman JW，Williams T，Escribano A，Caballero P，Cave RD，Goulson D，1999a. Age-related cannibalism and horizontal transmission of a nuclear polyhedrosis virus in larval *Spodoptera frugiperda*. *Ecological Entomology*，24：268－275.

Chapman JW，Williams T，Escribano A，Caballero P，Cave RD，Goulson D，1999b. Fitness consequences of cannibalism in the fall armyworm，

*Spodoptera frugiperda*. *Behavioral Ecology*, 10: 298-303.

Chapman JW, Williams T, Martínez AM, Cisneros J, Caballero P, Cave RD, Goulson D, 2000. Does cannibalism in *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) reduce the risk of predation? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48: 321-327.

Church SC, Sherratt TN, 1996. The selective advantages of cannibalism in a Neotropical mosquito. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39: 117-123.

Crespi BJ, 1990. Subsociality and female reproductive success in a mycophagous thrips: an observational and experimental analysis. *Journal of Insect Behavior*, 3: 61-74.

Dhandapani N, Jayaraj S, Rabindra RJ, 1993. Cannibalism on nuclear polyhedrosis-virus infected larvae by *Heliothis armigera* (Hubn.) and its effect on viral-infection. *Insect Science and Its Applications*, 14: 427-430.

Dickinson JL, 1992. Egg cannibalism by larvae and adults of the milkweed leaf beetle (*Labidomera clivicollis*, Coleoptera: Chrysomelidae). *Ecological Entomology*, 17: 209-218.

Dong Q, Polis GA, 1992. The dynamics of cannibalistic populations: a foraging perspective. In: Elgar MA, Crespi BJ eds. Cannibalism: Ecology and Evolution amon Diverse Taxa. Oxford University Press, Oxford. 13-37.

Eberhard WG, 1981. The natural history of *Doryphora* sp. (Coleoptera, Chrysomelidae) and the function of its sternal horn. *Annals of the Entomological Society of America*, 74: 445-448.

Eickwort KR, 1973. Cannibalism and kin selection in *Labidomera clivicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae). *American Naturalist*, 107: 452-453.

Eisner T, Meinwald J, 1987. Alkaloid-derived pheromones and sexual selection in Lepidoptera. In: Prestwich GD, Blomquist GJ eds. Pheromone Biochemistry. Academic Press, New York. 251-269.

Elgar MA, Crespi BJ, 1992. Ecology and evolution of cannibalism. In: Elgar MA, Crespi BJ eds. Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa. Oxford University Press, Oxford. 1-12.

Fox LR, 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6: 87-106.

Getto Ph, Diekmann O, de Roos AM, 2005. On the (dis) advantages of cannibalism. *Journal of Mathematical Biology*, 51: 695-712.

Giray T, Luyten YA, MacPherson M, Stevens L, 2001. Physiological bases of genetic differences in cannibalism behavior of the confused flour beetle *Tribolium confusum*. *Evolution*, 55: 797-806.

Hastings A, Constantino RF, 1991. Oscillations in population numbers: age-dependent cannibalism. *Journal of Animal Ecology*, 60: 471-482.

Johansson F, 1992. Effects of zooplankton availability and foraging mode on cannibalism in three dragonfly larvae. *Oecologia*, 91: 179-183.

Joseph SB, Snyder WE, Moore AJ, 1999. Cannibalizing *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) larvae use endogenous cues to avoid eating relatives. *Journal of Evolutionary Biology*, 12: 792-797.

Joyner K, Gould F, 1985. Developmental consequences of cannibalism in *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 78: 24-28.

Kakimoto T, Fujisaki K, Miyatake T, 2003. Egg laying preference, larval dispersion, and cannibalism in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 96: 793-798.

Kirk HM, 1988. Cannibalism in a Chrysomelid Beetle, *Gastrophysa viridula*. Ph.D. Dissertation, University of Liverpool, UK. 289 pp.

Li Z, Li DM, Gong Z, Xie BY, 2006. The effect of body weight and host plant on cannibalism in cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 43: 617-620. [李哲，李典谟，龚治，谢宝瑜，2006. 体重与寄主植物对棉铃虫同类相残行为的影响. 昆虫知识，43: 617-620]

Mafra-Neto A, Jolivet P, 1996. Cannibalism in leaf beetles. In: Jolivet P, Cox ML eds. Chrysomelidae Biology Vol. 2 Ecological Studies. SPB Academic Publishing, Amsterdam. 195-211.

McCauley DE, 1994. Intrademic group selection imposed by a parasitoid-host interaction. *American Naturalist*, 144: 1-13.

Nishida R, 2002. Seqestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 47: 57-92.

Pasteels JM, Daloze D, Rowell-Rahier M, 1986. Chemical defence in chrysomelid eggs and neonate larvae. *Physiological Entomology*, 11: 29-37.

Pfennig DW, 1997. Kinship and cannibalism. *Bioscience*, 47: 667-675.

Pfennig DW, Ho SG, Hoffman EA, 1998. Pathogen transmission as a selective force against cannibalism. *Animal Behaviour*, 55: 1 255-1 261.

Polis GA, 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 225-251.

Raffa KF, 1987. Effect of host plant on cannibalism rates by fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. *Environmental Entomology*, 16: 672-675.

Schausberger P, 2003. Cannibalism among phytoseiid mites: a review. *Experimental and Applied Acarology*, 29: 173-191.

Sigsgaard L, Greenstone MH, Duffield SJ, 2002. Egg cannibalism in *Helicoverpa armigera* on sorghum and pigeonpea. *Biol. Control*, 47: 151-165.

Stephens DW, Krebs JR, 1986. Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton. 247pp.

Stevens L, 1989. The genetics and evolution of cannibalism in flour beetles (genus *Tribolium*). *Evolution*, 43: 169-179.

Stevens L, 1992. Cannibalism in beetles. In: Elgar MA, Crespi BJ eds. Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa. Oxford University Press, Oxford. 156-175.

Stevens L, McCauley DE, 1989. Mating prior to overwintering in the imported willow leaf beetle, *Plagiodera versicolora* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Ecological Entomology*, 14: 219-223.

Stinner RE, Rabb RL, Bradley JR, 1976. Natural factors operating in the population dynamics of *Heliothis zea* in North Carolina. In: Proceedings of 15th International Congress of Entomology. 622-642.

Via S, 1999. Cannibalism facilitates the use of a novel environment in the flour beetle, *Tribolium castaneum*. *Heredity*, 82: 267-275.

Wade MJ, 1994. The biology of the imported willow leaf beetle, *Plagiodera versicolora* (Laicharting). In: Jolivet PH, Cox ML, Petitpierre E eds. Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publisher, Dordreeht. 541-547.

Wade MJ，Breden F，1986. Life-history of natural populations of the imported willow beetle，*Plagiodera versicolora*（Coleoptera：Chrysomelidae）. *Annals of the Entomological Society of America*，79：73 – 79.

Whitman DW，Blum MS，Slansky F，1994. Carnivory in phytophagous insects. In：Ananthakrishnan TN ed. Functional Dynamics of Phytophagous Insects. Oxford and IBH Publisher，New Delhi. 161 – 205.

Wissinger S，Steinmetz J，Alexander JS，Brown W，2004. Larval cannibalism，time constraints，and adult fitness in caddisflies that inhabit temporary wetlands. *Oecologia*，138：39 – 47.

（责任编辑：袁德成）